

LA BIOZONA GARANTIANA (BAJOCIENSE, JURASICO MEDIO) EN LA REGION DE TIVENYS-SIERRA DE CARDÓ (TARRAGONA)

S. Fernández-López (*)

RESUMEN

Se describe y analiza la distribución de los ammonites de la biozona Garantiana en la región de Tivenys-Sierra de Cardó. La zona es identificada en base a la fauna de Garantianinae. Las subzonas Dichotoma, Trauthi y Tetragona han sido reconocidas. Se hacen observaciones concernientes a la tafonomía de ammonites deformados. Algunos problemas paleoecológicos y paleobiogeográficos son discutidos con referencia al espectro faunístico de los ammonites.

PALABRAS CLAVE: Ammonites, Bajociense, Catalánides, Bioestratigrafía, Tafonomía, Paleoeología, Paleobiogeografía.

ABSTRACT

The distribution of the ammonites in the Garantiana Zone of Tivenys-Sierra de Cardó is described and analyzed. The Zone is identified on the basis of Garantianinae fauna. The Dichotoma, Trauthi and Tetragona Subzones have been recognized. Remarks are made concerning the taphonomy of compressed ammonites. Some palaeoecological and palaeobiogeographical problems are discussed with reference to ammonoid faunal spectra.

KEY WORDS: Ammonites. Bajocian. Catalanides. Biostratigraphy. Taphonomy. Paleocology. Paleobiogeography.

Introducción

Los afloramientos de la biozona Garantiana conocidos en la Península Ibérica son numerosos y contienen frecuentes ammonites, pero en ningún caso se ha reconocido la división subzonal establecida en Digne (área tipo de la biozona). Las principales dificultades encontradas varían según las regiones: irregularidad de la sedimentación (Dietl, 1974; Mousterde *et al.*, 1978, pág. 13; Fernández-López *et al.*, 1978, pág. 18; Fernández-López y Gómez, 1978, pág. 11), discontinuidad del registro fósil y diferente composición taxonómica de las asociaciones registradas (Hinkelbein, 1975, pág. 155; Mousterde *et al.*, 1979, pág. 39; Sandoval, 1979, pág. 92; Fernández-López, 1980, pág. 421; Sequeiros, 1982, pág. 279). Las diferencias de composición taxonómica han sido interpretadas por algunos autores como evidencias de cambios paleobiogeográficos a escala de cuenca sedimentaria, y, a escala global, se conocen datos su-

ficientes para aceptar que durante el Bajociense superior los ammonites experimentaron un endemismo creciente (Westermann y Riccardi, 1976; Enay, 1980; Westermann, 1981).

El objetivo principal de este artículo es probar que, en la misma cuenca sedimentaria y en la misma subprovincia paleobiogeográfica, la composición taxonómica de las asociaciones producidas y registradas ha estado controlada por factores ecológicos y tafonómicos.

Los materiales bajocienses, en la región de Tivenys-Sierra de Cardó, están representados principalmente por una potente serie alternante de calizas margosas y margas. La serie presenta numerosas fracturas y los materiales son utilizados como tierras de cultivo o están cubiertos de vegetación. Los afloramientos de los kilómetros 16,5 y 18,2 de la carretera

(*) Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense, Madrid-3.

de Tivenys a Benifallet, del Coll de la Argilla, de las Cuestas de Soms y del Balneario de Cardó son las localidades clásicas para el estudio del Jurásico medio en el extremo meridional de los Catalánides. La zona en cuestión corresponde a la hoja del mapa topográfico nacional (E. 1/50.000): 497 Perelló (figura 1).

La base de la serie es una secuencia condensada (contiene faunas del Toarciense superior, del Aaleniense y del Bajociense inferior) que está constituida por calizas con oolitos y oncolitos ferruginosos, calizas biodetríticas y calizas microcristalinas pardas; su espesor varía entre uno y tres metros. Por contacto mecanizado, la serie margosa generalmente está sobre estos materiales; sin embargo, en las cuestas de Soms y en el camino del Balneario de Cardó a Tivenys, hemos comprobado la presencia (al menos una decena de metros) de calizas microcristalinas

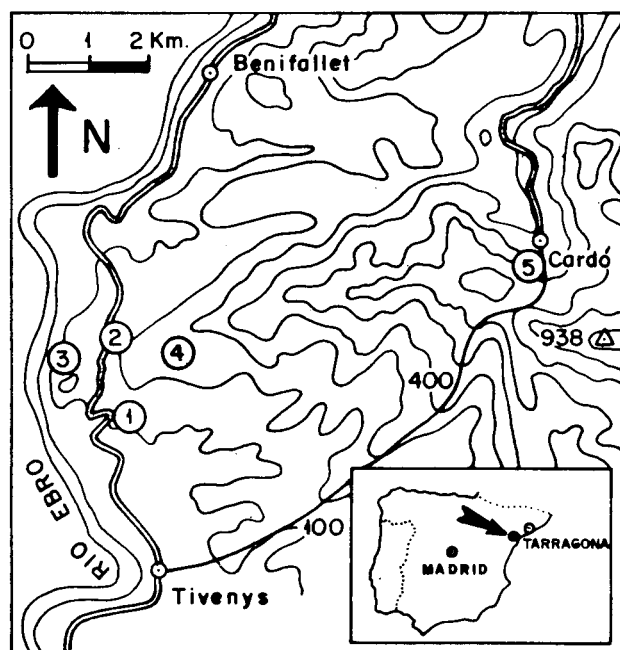


Fig. 1.—Situación geográfica de los afloramientos. 1) Tivenys, km. 16,5. 2) Tivenys, km. 18,2. 3) Cuestas de Soms. 4) Coll de la Argilla. 5) Balneario de Cardó.

grises, en capas gruesas con delgadas intercalaciones margosas, que contienen faunas de las zonas Sauzei y Humphriesianum. Los fósiles más antiguos encontrados en la serie margosa corresponden a la subzona Blagdeni (Balneario de Cardó); esta serie, con casi cien metros de potencia y muy arcillosa en la base, pasa a ser más carbonática hacia el techo y contiene faunas de las zonas Humphriesianum, Niortense y Garantiana. Sobre ella se encuentran dolomías, en capas gruesas y bancos.

En la actualidad, el afloramiento del kilómetro 16,5 es el que permite obtener la sucesión faunística más completa para el estudio de los ammonites de la biozona Garantiana; se trata de una cantera abandonada desde el principio de los años setenta y cuya explotación se inició al comienzo de los sesenta. Las otras localidades, por sus malas condiciones de afloramiento e inaccesibilidad, sólo han podido ser utilizadas como control de algunos de los resultados ya obtenidos.

Antecedentes

En la bibliografía regional hay varios trabajos que se ocupan de las faunas del Bajociense superior; pero, debido a las dificultades para obtener una sucesión faunística detallada, en ninguno de ellos se hace una distinción bioestratigráfica a escala zonal.

Entre los trabajos de Bataller hay que señalar los de 1922 y 1947. En el primero revisa los escasos datos publicados sobre el Jurásico medio de Tarragona, aporta numerosas observaciones geológicas realizadas en la región de Tivenys-Cardó (págs. 77-81, figs. 12-13, láms. 4-5), menciona las especies recogidas en el Coll de la Argilla, en el Coll de Soms y en Cardó, y reproduce en huecograbado varios ammonites de Tivenys:

VII (5)	<i>Lissoceras</i>
VIII (3)	<i>Leptosphinctes?</i>
VIII (4)	<i>Garantiana?</i>

En el segundo artículo (Bataller, 1947), cita todas las especies conocidas procedentes de los alrededores del Balneario de Cardó.

Un estudio monográfico sobre las faunas de ammonites de la región de Tortosa fue realizado por Fallot y Blanchet (1923). Entre los fósiles de las láminas, procedentes de las zonas Niortense y Garantiana de Tivenys y Cardó, pueden reconocerse los siguientes géneros y subgéneros:

I (6-10)	<i>Leptosphinctes?</i>
II (3-5)	<i>Garantiana</i>
II (6-11)	<i>Pseudogarantiana</i>
II (12, 13, 15)	<i>Orthogarantiana</i>
II (14)	<i>Cadomites (?)</i>
II (16, 18)	<i>Garantiana</i>
III (5)	<i>Stenoceras</i>
III (8-15)	<i>Spiroceras</i>
IV (5-7)	<i>Cadomites (?)</i>
IV (8)	<i>Strigoceras</i>
VII (3-4)	<i>Spiroceras</i>
IX (4)	<i>Strigoceras</i>
X (2-3)	<i>Cadomites (Polypsectites?)</i>
X (5-7)	<i>Cadomites (?)</i>
XI (2-6)	<i>Sphaeroceras</i>
XI (7-9)	<i>Cadomites (?)</i>

Una parte de la tesis doctoral realizada por Bulard (1972, págs. 7-28, figs. 4-5, 13, 93, 94) se refiere al Jurásico en el sur de la Cordillera Costero-Catalana. En cuanto a la paleogeografía del Jurásico, define una "provincia catalana", que presenta una sucesión un poco diferente de la que se encuentra en la Cordillera Ibérica, e interpreta las condiciones del medio ambiente durante el Bajociense superior con los siguientes términos:

"Les eaux, tranquilles, sont suffisamment profondes pour être à l'abri des mouvements de surface et

permettre le développement et la conservation de belles faunes d'Ammonites. Sur des fondes régulièrement subsidents se dépose une série très carbonatée renfermant une proportion variable de marnes... des apports détritiques fins permettent l'élaboration d'une série alternant de marnes et de marno-calcaires."

Respecto a la bioestratigrafía, en la región de Tivenys, dice:

"Faute d'apport paléontologique personnel bien conséquent j'ai utilisé les données de mes prédécesseurs pour acorder à chaque étage, dans la mesure du possible, le faciès qui le caractérise."

Biozonación

En primer lugar expondremos los principales datos bioestratigráficos que permiten reconocer la división subzonal de la zona Garantiana. En los próximos apartados trataremos, desde el punto de vista tafonómico-paleoecológico, el contenido fósil de estos materiales.

La base de la biozona ha sido establecida por la presencia de *Pseudogarantiana* gr. *dichotoma* BENTZ que se encuentra por encima de los últimos *Strenoceras* reconocidos (fig. 2). Además de esta especie, se ha comprobado la persistencia de los taxones siguientes, ya representados en la zona Niortense:

Spiroceras orbignyi (BAUGIER & SAUZE)
S. annulatum (DESHAYES)
S. sauzeanum (D'ORBIGNY)
Garantiana sp.
Cadomites sp.
Polyplectites sp.
Sphaeroceras sp.
Leptosphinctes? sp.
Cleitosphinctes? sp.
Oppelia sp.
Trimarginia sp.
Oecotraustes sp.
Strigoceras cf. *truellei* (D'ORBIGNY)
Cadomoceras cadomense (DEFrance)
Lissoceras oolithicum (D'ORBIGNY)
L. psilodiscus (SCHLOENBACH)
Microlissoceras sp.
Phylloceras sp.

Junto a *Cadomoceras cadomense* y *C. nepos* PARONA se encuentran *S. cf. truellei* y *S. cf. paronai* (TRAUTH). Sin embargo, los ejemplares referidos a la última especie tienen una ornamentación de mayor relieve que los de la serie tipo, aunque claramente más débil que los ejemplares de *S. truellei*; a su vez, los ejemplares determinados como *S. cf. truellei* poseen menor espesor relativo que el ejemplar tipo.

Trimarginia muestra su máxima frecuencia en el límite entre las zonas Niortense y Garantiana, pero está presente después de la aparición de *Hlawiceras* gr. *trauthi*. También conviene señalar que se encuentran individuos de diferentes estadios ontogenéticos (diámetro máximo de la concha comprendido entre 1,5 y 7 cms.).

Los *Leptosphinctinae* están representados principalmente por formas con caracteres intermedios entre *Leptosphinctes* y *Bigotites*. Se distinguen de los representantes del primer género por tener el lóbulo umbilical menos retraído, mayor espesor relativo, constricciones débiles, costillas más curvadas y secundarias claramente alternantes en la región externa. Difieren de *Bigotites* por tener menor espesor relativo, costulación menos prominente y suturas menos recor-

tadas (i.e. *Bajocisphinctes auctt.*). Las microconchas alcanzan mayor desarrollo que en *Cleitosphinctes* y tienen costillas primarias más largas. Algunos autores han incluido formas semejantes a éstas en el género *Leptosphinctes* (cf. Dietl, 1980), mientras que otros las han referido al género *Bigotites* (cf. Galcz, 1980). El estado de conservación de nuestros fósiles nos impide obtener más precisiones y hace dudosa cualquier determinación a nivel específico.

Entre los *Spiroceras* hay varios ejemplares que conservan el peristoma y presentan caracteres de adultos: aproximación de los últimos tabiques, geniculación y ornamentación irregular en la cámara de habitación (cf. Dietl, 1978, pág. 27; Donovan et al., 1981, pág. 129). Las posibles formas microconchas tienen peristomas sinuosos como resultado de la secreción diferencial en la región peristomal (lám. 1, figura 7).

Spiroceras dertusanum FALLOT [= *S. orbignyi* (BAUGIER y SAUZE) *sensu* DIETL, 1978, pág. 33] se encuentra en la parte superior de la zona Niortense.

En el afloramiento del kilómetro 16,5, teniendo en cuenta la distribución bioestratigráfica de los Garantianinae, pueden reconocer tres horizontes sucesivos que equivalen, respectivamente, a las subzonas Dichotoma, Trauthi y Tetragona tal como han sido establecidas en Digne (cf. Pavia, 1973; Dietl, 1981). Las subzonas Dichotoma y Trauthi también han sido reconocidas en las Cuestas de Soms y en el kilómetro 18,2. En el Coll de la Argilla y en los alrededores del Balneario de Cardó, aunque las condiciones de afloramiento son pésimas para realizar un estudio cuantitativo de la composición faunística, hay abundantes ammonites piritosos de las tres subzonas.

En la subzona Dichotoma, además de la especie índice, se encuentran los últimos ejemplares de:

Spiroceras ricotensis LINARES & SANDOVAL
S. fourneti ROMAN & PETOURAUD
S. cf. obliquecostatum (QUENSTEDT)
Orthogarantiana sp.
Garantiana baculata (QUENSTEDT)

G. gr. garantiana (D'ORBIGNY) puede llegar a ser frecuente en algunos niveles superiores. Hemos encontrado dos ejemplares de *Torrensia*, respectivamente, en la parte superior de esta subzona y en la extrema base de la subzona siguiente; hasta ahora, procedentes de la zona Niortense, se conocen representantes del género en los Alpes venecianos (Sturani, 1971, pág. 154) y en el sur de Inglaterra (Parsons, 1976, págs. 126 y 129).

La subzona Trauthi se caracteriza por la aparición y frecuencia relativa de *Hlawiceras* y concretamente de *H. gr. trauthi* (BENTZ) que persiste, al menos, hasta la extrema base de la subzona Tetragona. También están presentes *H. suevica* (WETZEL) y *H. cf. subgaranti* (WETZEL). En esta subzona han sido encontrados los últimos ejemplares de *Garantiana* gr. *dubia* (QUENSTEDT) y *G. gr. garantiana*.

En la base de la subzona Tetragona, la especie índice, *Hlawiceras tetragona* (WETZEL), es relativamente frecuente junto con *Pseudogarantiana minima* (WETZEL). Por encima, los fósiles pasan a ser más escasos y están afectados por procesos de dolomitización, siendo prácticamente imposible realizar determinaciones a nivel específico. Además, se puede comprobar que, incluso a nivel de subfamilia, presentan conservación diferencial: mientras que en los heteromorfos se mantiene el mismo grado de determinabilidad, en el resto de los ammonites disminuye significativamente para los taxones de menor tamaño y ornamentación; es decir, los tafones de mayor durabilidad están constituidos por restos de *Spiroceratinae* y macroconchas ornamentadas, y, cuanto más alterados están los elementos fósiles, la conservación diferencial es cada vez mayor en los niveles sucesivos (cf. Fernández-López, 1982).

La presencia de *Parkinsonia*, en esta región (cf. Bataller, 1947, pág. 319), no ha sido confirmada.

Análisis e interpretación tafonómico-paleoecológica

En esta región, las capas tienen una continuidad lateral del orden de decenas de metros y los materiales, tanto las calizas como las intercalaciones margo-arcillosas, contienen abundantes restos y señales de organismos; sin embargo, a excepción de los moldes piritosos, los fósiles de las intercalaciones son prácticamente indeterminables debido al mal estado de conservación en que se encuentran. Hacia el techo de la serie, los materiales son cada vez más dolomíticos y menos fosilíferos; a una decena de metros por debajo de las dolomías masivas, los macrofósiles están casi ausentes. La secuencia litológica, desde el principio de la biozona Garantiana hasta los últimos materiales bajocienses, es una prueba del carácter regresivo local de la sedimentación.

Una vez estudiados los diferentes afloramientos, el contenido fósil, y su frecuencia relativa (A=abundante, F=frecuente, E=escaso), puede ser resumido en la siguiente relación:

CEPHALOPODA:

Nautiloidea	E
Ammonoidea (conchas)	A
(aptichus)	F
Belemnoides	E

BIVALVIA:

<i>Bositra</i>	A
<i>Nuculacea</i>	E
<i>Astarte</i>	F
<i>Trigonia</i>	E

GASTROPODA:

<i>Pleurotomáridos</i>	E
<i>Turritélidos</i>	E

BRACHIOPODA:

<i>Terebratulacea</i>	E
Estructuras de bioturbación	A
(<i>Zoophycos</i>)	F
("tubos piriticos")	A
Restos vegetales	F
(<i>Dasicladales</i>)	F
(<i>Equisetales</i>)	E

La mayoría de los restos orgánicos se conservan como moldes internos parciales y/o impresiones superficiales, sin concha ni reemplazamiento de ésta, de igual naturaleza que la matriz (ammonites, nautiloideos, bivalvos y gasterópodos) o bien piritosos

(fragmoconos de ammonites y belemnites; moldes internos de braquiópodos, gasterópodos y bivalvos con valvas cerradas). Los restos esqueléticos calcíticos pertenecen a braquiópodos, rostros de belemnites, aptichus y talos de dasicladales. Los restos de equisetales suelen ser de tamaño centimétrico y, frecuentemente, conservan materia carbonosa y su volumen original.

Si se clasifican los fósiles según el modo de vida de los organismos correspondientes, se puede decir que predominan ampliamente los restos de organismos pelágicos (nectónicos, necto-bentónicos y planctónicos), abundan las señales de endobiontes superficiales, y están prácticamente ausentes los restos de animales bentónicos sésiles (crinoideos, espongiarios, briozoarios, serpulidos, etc.). Tampoco se han encontrado señales de desarrollos oncolíticos.

La frecuencia de endobiontes superficiales (*Astarte*, *Nuculacea*, *Trigonia*, *Zoophycos* y otras estructuras de bioturbación), y la ausencia de endobiontes profundos, es evidencia de que estuvieron aireadas, al menos, las partes superficiales del substrato. La escasez de animales bentónicos sésiles puede ser debida al carácter inestable y homogéneo de los lodos calcáreos que constituyeron el substrato y/o a la turbidez de las aguas. Respecto al grado de turbulencia sobre el fondo marino, cabe señalar que la mayoría de las conchas de moluscos y braquiópodos son pequeñas, delgadas y débilmente costuladas; además, las formas bivalvas de comisura plegada (incluyendo *Rhynchonellacea*) son muy escasas.

Las capas presentan generalmente biotextura homogénea, sin gradiente vertical acusado en cuanto a concentración, estado mecánico de conservación biotratinómica (acumulado, resedimentado, retrabajado) o tamaño de los elementos. Las conchas de moluscos casi siempre están fragmentadas, pero conservan los bordes agudos de las fracturas, espinas y otras estructuras delicadas, sin señales de desgaste. Los bivalvos tienen las valvas abiertas o desarticuladas, y suelen estar fragmentadas. No hay indicios de retrabajamiento.

Entre los ammonites dominan los ejemplares de tamaño pequeño, fragmentados o enteros, siendo raros los de tamaño superior a ocho centímetros; además, hay predominio de individuos juveniles. El tamaño de los moldes piritosos suele oscilar entre uno y tres centímetros. La longitud media de los aptichus es de cinco milímetros, y rara vez sobrepasan los 10 milímetros; es decir, la desarticulación de elementos esqueléticos (aptichus-concha) rara vez ocurrió en ammonites con diámetro superior a 10 centímetros.

Aunque la mayoría de los ammonites tienen su plano de simetría horizontal, respecto a la estratificación, también son frecuentes, especialmente en la parte superior de las capas, los casos con una inclinación superior a cuarenta y cinco grados. En oca-

siones, se observa que esta verticalidad está asociada a estructuras de bioturbación y, además, los moldes micríticos también pueden estar atravesados por numerosas estructuras de bioturbación ("tubos" de espesor milimétrico), deformadas plásticamente (lám. 1, fig. 3).

La energía mecánica del medio fue suficientemente alta como para dar lugar a la fragmentación de elementos; pero, el bajo grado de resedimentación a que estuvieron sometidos los restos orgánicos está

terramiento, a consecuencia de la degradación-descomposición microbiana de los tejidos blandos; en la desarticulación, sin duda, también participaron los organismos bioturbadores, pero las roturas de las conchas no corresponden a señales evidentes de necrófagos o depredadores. La degradación-descomposición microbiana, generalmente, no debió causar la pérdida total de los tejidos blandos con anterioridad al enterramiento: las cámaras de habitación rara vez están rellenas en toda su longitud, el tubo sifonal

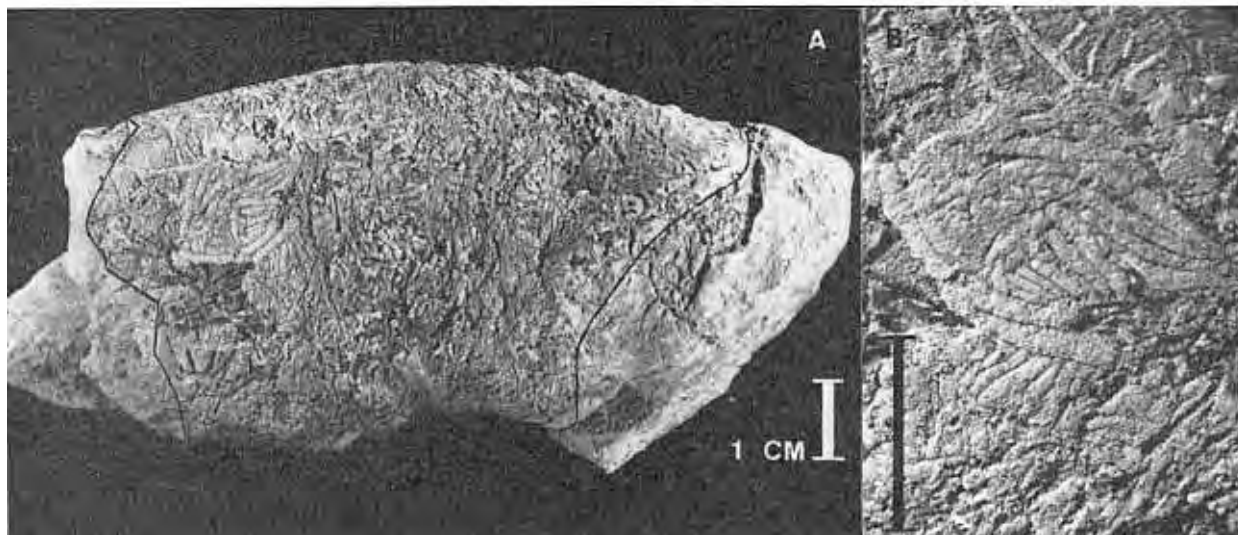


Fig. 3a.—*Leptosphinctes?* sp.—Extremo anterior de la cámara de habitación, con peristoma simple. Tivenys, km. 16,5 (3Ty11/1). Zona Niortense. Vista lateral izquierda. Molde interno micrítico en cuya superficie se pueden observar abundantes restos de dasicladáceas. También pueden verse los bordes agudos de las fracturas en el extremo posterior de la espira, el peristoma, en cambio, está completo.

Fig. 3b.—Detalle de los talos: están incluidos en el molde interno, dispuestos paralelamente a la superficie y presentan facetas de fijación.

probado por la conservación de estructuras delicadas y la frecuencia de fracturas sin desgaste. La heterometría de las asociaciones de elementos fósiles y de las de ejemplares, en los grupos taxonómicos característicos, es amplia y abarca desde microconchas jóvenes hasta macroconchas adultas. En consecuencia, aunque no hay evidencias positivas de movimientos oscilatorios del agua o de corrientes unidireccionales, si hubo transporte de elementos fue corto.

El relleno micrítico de las conchas de ammonites casi siempre está restringido a la cámara de habitación. En algunos casos, también han sido rellenas las últimas cámaras del fragmocono tras la pérdida de los últimos anillos conectivos; sin embargo, la desarticulación del sifón no tuvo lugar en el resto del fragmocono, al menos, antes de la piritización. La pérdida del extremo anterior del tubo sifonal debió estar relacionada con la desarticulación de los elementos esqueléticos (aptychus-concha), antes del en-

suele estar conservado y los casos de colonización superficial (interna o externa) de las conchas más frecuentes (*Spiroceratinae*, *Garantianinae* y *Leptosphinctinae*) son excepcionales (fig. 3).

La porción de la concha no rellena de sedimento, cuando no es un molde piritoso, está conservada como una impresión periostracal que no tiene suturas ni fracturas, con la ornamentación externa muy atenuada o incluso ausente (lám. 1, figs. 3 y 8), y en la que el sifón fosfático puede aparecer desarticulado (lám. 1, fig. 4). Por lo tanto, la desarticulación del sifón, que en las últimas cámaras del fragmocono se debió exclusivamente a la descomposición temprana de los anillos conectivos (cuando las cámaras correspondientes están rellenas de sedimento), en las vueltas internas e intermedias tuvo que estar relacionada con la disolución de los tabiques y con la deformación diagénica.

La disolución del aragonito esquelético se inició

antes de que finalizara la acción de los organismos bioturbadores superficiales y antes de que el relleno micrítico llegara a estar litificado; las partes no rellenadas de la concha se disolvieron con más rapidez. El orden de sucesión de los diferentes procesos tafo-

energía química (oxidante) en el ambiente de sedimentación, ya que su acción pudo estar impedida por la alta tasa de depósito. El enterramiento rápido también fue un mecanismo eficaz, aunque en diferente grado, para dificultar: la colonización, el re-

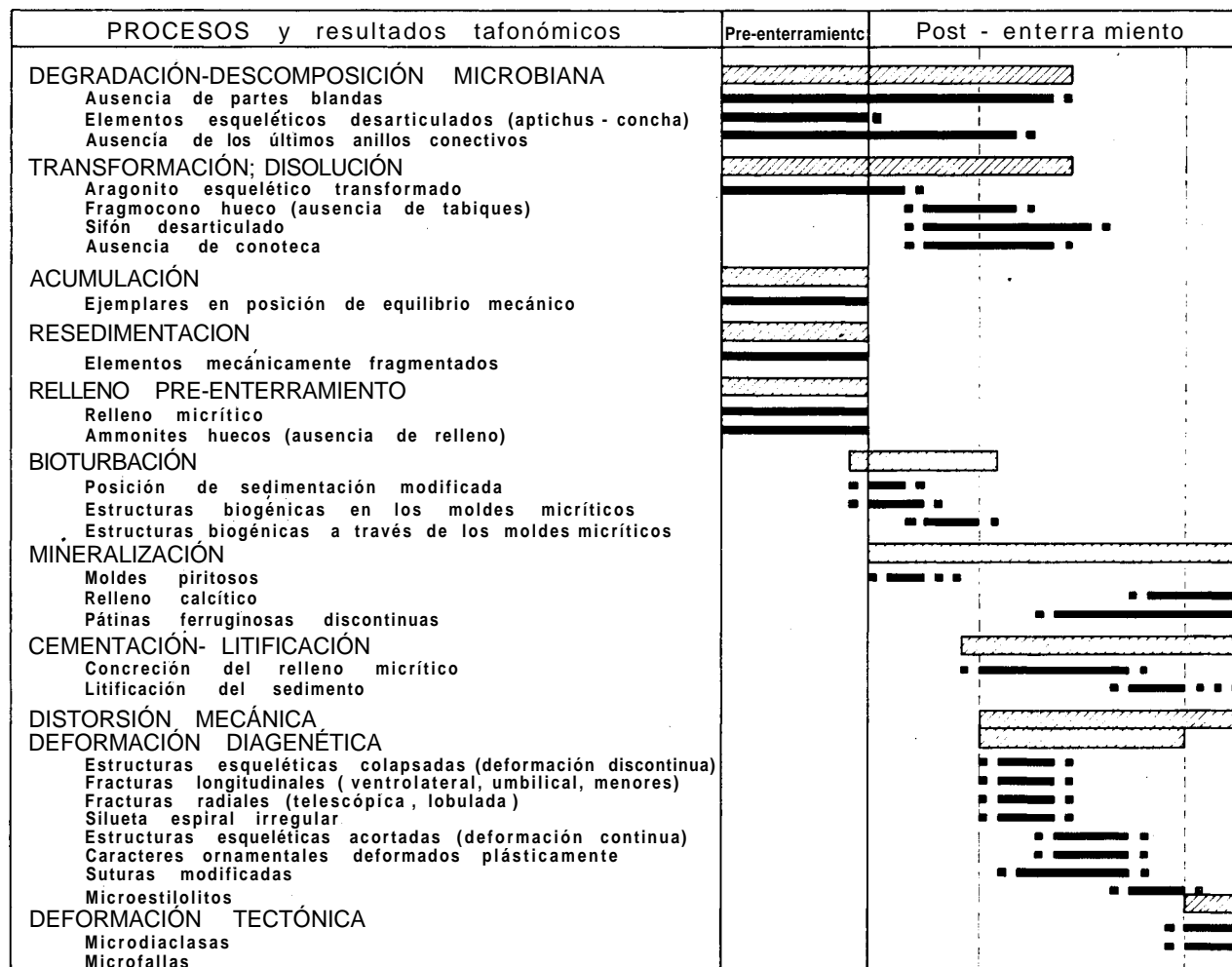


Fig. 4.—Orden de sucesión de los procesos tafonómicos y de los correspondientes resultados observables en los ammonites.

nómicos y de su resultados observables (directa o indirectamente) está esquematizado en la figura 4.

La exposición a que estuvieron sometidos los elementos conservados fue generalmente breve, sin posibilidad de descomposición y pérdida total de partes blandas. La persistencia de los anillos conectivos impide la producción de corrientes aspiradas, los fragmoconos permanecen vacíos y sólo se rellenan las cavidades internas vacías abiertas al exterior y, a veces, sólo parcialmente. La descomposición parcial de la materia orgánica, con anterioridad al enterramiento, no permite excluir la posibilidad de una alta

lleno pre-enterramiento y la fragmentación tanática. En resumen, ya que las conchas de ammonites no estuvieron sometidas a una exposición prolongada (al menos los grupos característicos), podemos admitir que no tuvieron deriva necroplanctónica generalizada. La exclusión de deriva necroplanctónica y de transporte prolongado para los grupos característicos, además de la breve exposición concomitante, nos permite afirmar la proximidad espacio-temporal entre el lugar de vida y el lugar de enterramiento.

La alta tasa de sedimentación fue un resultado de la alta cantidad de aportes arcillosos terrígenos.

La influencia continental también está puesta de manifiesto por la presencia de restos flotados de equisetales.

Los restos de dasicladáceas son frecuentes, especialmente en los niveles más calizos: moldes calcílicos de hábito filamentosos, cilíndricos, generalmente ramificados, con diámetro medio de un milímetro. También los hemos encontrado en el interior de varios fragmentos de grandes cámaras (ammonites de tamaño superior a 10 cms.): los filamentos forman parte del molde interno y abundan por toda la superficie, pero faltan en el interior (fig. 3); es decir, toda la superficie interna de la concha, antes de ser rellenada con lodo micrítico, estaba cubierta de filamentos. Estos casos de conservación entre los ammonites no se oponen a las interpretaciones anteriormente dadas: son las excepciones en cuanto a colonización y tamaño de las conchas. También es importante señalar que las algas verdes, como grupo, se caracterizan por tener crecimiento rápido y vida media breve (Wray, 1977, pág. 22; Bassoullet *et al.*, 1979). En resumen, las señales de colonización (interna o externa) son tan excepcionales como las conchas de talla grande (lo cual es lógico, teniendo en cuenta que las conchas fragmentadas de mayor tamaño serían los substratos más estables) y resultantes de procesos breves. Respecto a la conservación diferencial de las dasicladáceas (frecuentes en los niveles más calizos, pero mejor conservadas en el interior de algunas conchas), es evidente que su alteración tafonómica ha sido menor en los materiales más calcáreos y también en los lugares de menor compactación diagenética, aunque estos últimos correspondan a superficies de luminosidad mínima en el ambiente de depósito. Además, por la calcificación extracelular y superficial de sus talos, las dasicladáceas habrán sido las clorofíceas de mayor conservabilidad. En consecuencia, a pesar de ser frecuentes en las entidades registradas, las dasicladáceas conservadas representan una parte mínima de las clorofíceas producidas. La iluminación en el ambiente de depósito fue suficiente para permitir el desarrollo de algas verdes, incluso sobre las superficies de penumbra, y la energía mecánica insuficiente para destruir sus componentes esqueléticos; generalmente, el fondo marino estuvo por debajo del nivel de base del oleaje y, aún en las cavidades, proliferaron las algas verdes.

Los fósiles presentan signos de distorsión mecánica discontinua y continua. En los moldes micríticos, las fracturas pueden estar alineadas y/o sobrepasar los límites del fósil (microfallas y microdiacclas por deformación tectónica) o bien ser irregulares y estar limitadas al molde interno (fracturación de la concha por compactación diagenética, antes de su disolución total).

En los ammonites, mientras que la cámara de habitación está conservada como un molde micrítico

más o menos deformado, el fragmocono está reducido a una impresión periostracal o bien corresponde a un molde piritoso. Por compactación diagenética, el relleno micrítico puede haber tenido deformación discontinua (presentan: fracturas longitudinales, radiales, silueta espiral irregular) o continua (el volumen original ha sido acortado en el sentido de la estratificación, sin solución de continuidad) y, en ambos casos, ha sido más intensa a medida que aumenta la distancia espiral hasta el peristoma. Este gradiente en la intensidad de la deformación está inversamente relacionado con el grado de concreción en que se encontraba el relleno micrítico durante la compactación del sedimento, según el mecanismo que explicaremos a continuación. Las corrientes hidráulicas aspiradas determinaron la distribución selectiva de las partículas sedimentarias dentro de la concha y, como resultado, predominan los tamaños pelíticos a medida que aumenta la distancia espiral al punto de aspiración (también puede ocurrir dicha variación en sentido geopetal); este contenido diferencial en materiales arcillosos, respecto a la matriz, favoreció la concreción en las proximidades del peristoma y pudo llegar a impedir la concreción total del relleno cuando la concentración era superior al 2-5 % (confrontar Goldring y Kazmierczak, 1974). Por estar restringido el proceso concrecional al relleno micrítico de la concha, sin afectar a la matriz, la compactación del sedimento dio lugar a deformación progresivamente más intensa a partir del peristoma, bien discontinua (fracturas de la concha progresivamente más impresionadas y/o silueta espiral más irregular en el molde interno, lám. 1, figs. 2, 3 y 5) o bien continua (acortamiento creciente del volumen original en dirección perpendicular a la estratificación, costulación cada vez más débil en el molde interno y, si los tabiques habían sido disueltos sin reemplazamiento total, suturas modificadas, lám. 1, fig. 1). A los estados de conservación resultantes de este proceso les llamaremos "moldes internos desproporcionadamente distorsionados" (de modo discontinuo o continuo), y se les distingue fácilmente de otros tipos conocidos: "ammonites supracolapsados" ("roof-collapse" in Aigner, 1980, pág. 329), "beer mat" y "concreción de la cámara de habitación por pantalla de presión" (Seilacher *et al.*, 1976, págs. 314, 321 y 343).

En resumen, la compactación del sedimento que rellena las conchas fue anterior a su cementación total, y el proceso concrecional representa una fase diagenética muy temprana respecto a la litificación de la matriz (fig. 4). El principal factor determinante del proceso concrecional no ha sido la porosidad del relleno micrítico, ni la descomposición de la materia orgánica, sino la composición diferencial del relleno y la concentración de materiales arcillosos.

Los moldes piritosos (corresponden a "revestimientos estalactíticos" de las cámaras y conservan las su-

turas) representan un relleno de cavidades vacías, en microambientes reductores, durante la diagénesis temprana (anterior a la disolución del aragonito esquelético y simultáneo con los procesos de bioturbación, fig. 4) (cfr. Neugebauer y Hudson, 1978; Hudson y Palframan, 1969).

Las pátinas ferruginosas discontinuas que cubren a los moldes micríticos e impresiones son óxido de hierro acumulados en los espacios vacíos durante la diagénesis tardía, o al menos después de desaparecer la conoteca. El relleno calcítico es posterior a la compactación, y puede estar alojado en cavidades primarias no deformadas gracias a los revestimientos piríticos o bien en cavidades originadas con posterioridad a la compactación (microdiacclas).

En conclusión, las características del sedimento, el contenido fósil y su estado de conservación, indican que la sedimentación se produjo en ambientes de plataforma marina externa, poco profunda, de aguas turbias, con régimen hidráulico de baja energía y sometidas a corrientes esporádicas débiles.

Dichas condiciones de depósito dificultaron la redundancia y el relleno pre-enterramiento de las conchas, pero también dificultaron la destrucción de los elementos menos resistentes ante los agentes alterativos tanáticos. En consecuencia, la representatividad de las entidades registradas en las calizas y las calizas margosas aumenta cuanto mayor es el nivel de organización considerado; por el contrario, la representatividad de las asociaciones registradas en las intercalaciones margo-arcillosas es mínima, las transformaciones tafonómicas han sido mucho más intensas, y sólo algunos moldes piríticos pueden ser determinados.

A medida que los materiales pasan a ser más carbonáticos y dolomíticos, a partir de la subzona Tetragona, los fósiles son cada vez más escasos y están más alterados; no obstante, entre los ammonites, siguen predominando los individuos jóvenes. La dolomitización, sin duda, disminuyó la conservabilidad de los ammonites de la subzona Tetragona; ahora bien, su menor concentración no puede ser consecuencia de la alteración diagenética: 1) la concentración de los Spiroceratinae (el grupo dominante) disminuye progresivamente desde la parte inferior de la subzona, en donde ya muestran conservación diferencial, hasta los niveles fosilíferos más superiores, en donde los últimos elementos reconocidos todavía conservan la forma y la ornamentación; 2) los representantes de Sphaeroceratinae y Cadomitinae (grupos taxonómicos no característicos) presentan unos grados de determinabilidad equivalentes en las asociaciones sucesivas. Por lo tanto, la disminución en la concentración de ammonites se debe a que la tasa de acumulación de conchas fue cada vez menor. Si la acumulación de conchas disminuyó cuando las condiciones ambientales pasaron a ser más restringidas y más desfavorables para el desarrollo de los orga-

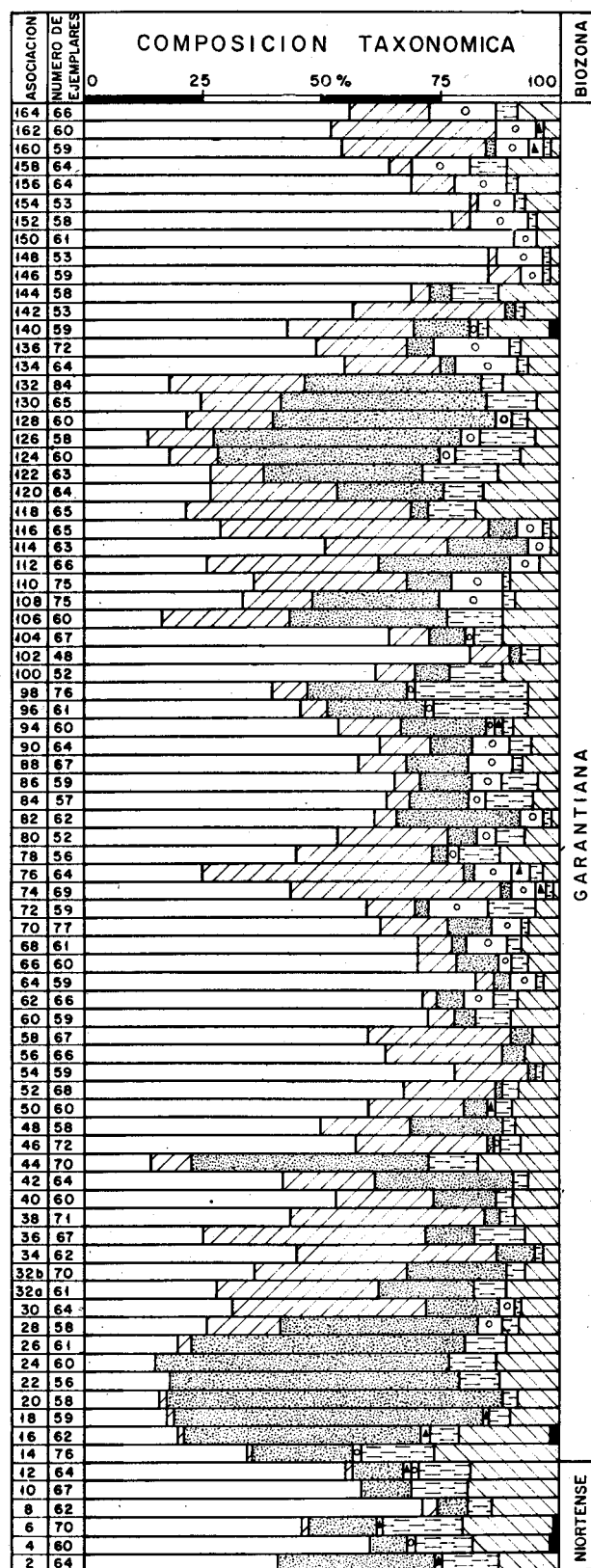


Fig. 5.—Composición taxonómica de las sucesivas asociaciones de ammonites obtenidas en Tivenys, km. 16.5. Los signos y símbolos utilizados están explicados en la figura 7.

ASOCIACIONES SUCEASIVAS	Nº EJEMPLARES DE CADA SUBFAMILIA							Nº EJEMPLARES POR ASOCIACION	Nº EJEMPLARES POR SUBZONA	SUBZONAS
	Spiroceratinae	Garantianinae	Leptosphinctinae	Haplocerátidos	Oppeliinae	Sphaeroceratinae	Cadomitinae	Phylloceratinae		
164	37	11		6	3	9			66	TETRAGONA
162	31	21		2		5	1		60	
160	32	18	1	1	1	4	2		59	
158	41	3		7	5	8			64	
156	44	6		5	2	7			64	
154	43	1		4	1	4			53	
152	45	2		3	1	7			58	
150	55			3		3			61	
148	45	1		1	1	5			53	
146	50	4		1	1	3			59	
144	40	2	3	7	6				58	TETRAUTHI
142	30	17	1	4	1				53	
140	25	16	7	8	1	1		1	59	
136	35	14	4	6	1	12			72	
134	35	13	2	4	1	9			64	
132	15	24	31	10	1	3			84	
130	16	11	28	3	7				65	
128	13	11	28	4	2	2			60	
126	8	8	30	3	6	3			58	
124	11	6	28	5	8	2			60	DICHOTOMA
122	17	7	21	8	10				63	
120	15	19	12	10	8				64	
118	14	31	2	12	6				65	
116	19	37	3	1	1	4			65	
114	32	16	11	1		3			63	
112	17	24	18	3		4			66	
110	27	24	7	8	1	8			75	
108	25	11	20	7	2	10			75	
106	10	16	20	7	7				60	
104	43	6	5	8	4	1			67	DICHOTOMA
102	39	4	1	2	2				48	
100	32	4	4	6	6				52	
98	30	6	16	5	18	1			76	
96	28	3	13	4	12	1			61	
94	32	8	11	5	2	1	1		60	
90	40	7	6	4	2	5			64	
88	38	6	9	5	2	7			67	
86	39	3	6	3	4	4			59	
84	36	3	14	1	1	2			57	
82	38	3	16	1	1	3			62	DICHOTOMA
80	28	12	3	4	3	2			52	
78	25	16	2	7	5	1			56	
76	16	35	1	2	2	8	2		64	
74	30	31	1	1	1	4	1		69	
72	35	6	2	3	6	7			59	
70	48	11	7	5	1	5			77	
68	43	4	2	5	2	5			61	
66	42	5	5	4	2	2			60	
64	49	2	2	2	1	3			59	
62	47	2	4	6	3	4			66	DICHOTOMA
60	43	3	3	6	4				59	
58	40	20	3	4					67	
56	42	16	3	5					66	
54	46	9	1	2	1				59	
52	46	13	1	6	2				68	
50	36	12	3	6	2		1		60	
48	29	11	11	5	2				58	
46	41	20	1	6	3				72	
44	10	6	35	12	7				70	
42	27	12	19	4	2				64	DICHOTOMA
40	32	12	8	6	2				60	
38	31	29	2	7	2				71	
36	17	31	7	5	7				67	
34	28	26	5	2	1				62	
32b	25	23	14	5	3				70	
32a	17	21	12	7	4				61	
30	20	26	10	5	1	2			64	
28	15	9	24	5	2	3			58	
26	12	2	35	7	5				61	
24	9		37	8	6				60	DICHOTOMA
22	10		34	7	5				56	
20	9	1	41	5	2				58	
18	10	1	39	6	3				59	
16	12	1	32	12	4			1	62	
14	26	1	17	19	12	1			76	
75	2218	856	804	389	246	187	8	2	4710	TOTAL

Fig. 6.—Número de ejemplares de cada subfamilia en las asociaciones de ammonites obtenidas en Tivenys, km. 16.5.

nismos, con un régimen hidráulico de baja energía, entonces el número de conchas producidas fue cada vez menor y, en consecuencia, el número de ammonites que habitaron esta región también disminuyó.

Junto a estas variaciones en la concentración de los fósiles de la subzona Tetragona, también se observan cambios en la composición taxonómica de los Ammonitina que trataremos en el próximo apartado.

Observaciones paleoecológicas y paleobiogeográficas sobre los ammonites

Antes de interpretar la composición taxonómica de las asociaciones de ammonites, aclararemos algunas cuestiones metodológicas.

Todos los elementos fósiles han sido estudiados al menos a nivel de subfamilia. Más de 5.000 ejemplares, pertenecientes a la biozona Garantiana, han sido identificados a nivel genérico (subgenérico) y referidos a las siguientes (sub-) familias: Spiroceratinae (*Spiroceras*), Garantianinae (*Orthogartiana*, *Garantiana*, *Hlawiceras*, *Torrensia*, *Pseudogartiana*), Leptosphinctinae (*Leptosphinctes*?, *Bigotites*, *Cleitosphinctes*?), Haplocerátidos (*Lissoceras*, *Strigoceras*, *Microstissoceras*, *Cadomoceras*), Oppeliinae (*Oppelia*, *Trimarginia*, *Oecotraustes*), Sphaeroceratinae (*Sphaeroceras*), Cadomitinae (*Cadomites*, *Polyplectites*), Phylloceratinae (*Phylloceras*, *Holcophylloceras*).

En todos los afloramientos, el material ha sido cogido "in situ". Se ha procedido por fracturación sistemática de las calizas y las calizas margosas hasta un tamaño aproximado de dos centímetros. En cada capa, se han tomado cuatro o cinco muestras locales, y la distancia máxima entre las diferentes muestras siempre ha sido inferior a seis metros. Cada nivel ha sido muestreado hasta lograr una estabilización válida de las proporciones relativas de los diferentes taxones; pero, el área total de la superficie muestreada no ha sobrepasado, en ningún caso, un metro cuadrado. Las sucesivas asociaciones obtenidas en Tivenys, hasta la base de la subzona Tetragona, muestran modificaciones diagenéticas semejantes (fig. 4) y los fósiles de cada taxón presentan un grado de determinabilidad equivalente en dichas asociaciones. Tras la determinación taxonómica de los elementos, se ha construido un esquema de variación de la composición para las asociaciones sucesivas (fig. 5) y otro de las sucesivas variaciones de las frecuencias dentro de cada uno de los grupos taxonómicos característicos (fig. 8); los resultados del cómputo están listados en la figura 6. A partir del conjunto de elementos fósiles determinables obtenido, en cada asociación, se ha considerado el número mínimo de ejemplares para evitar que la redundancia tafonómica (capacidad de los ejemplares producidos para dar lugar a elementos de su misma clase) de alguno de los grupos taxonómicos pueda sesgar las frecuencias correspondientes como resultado de la

fragmentación tanática; sin embargo, los resultados obtenidos no deben ser considerados como una estimación exacta o precisa del equilibrio estadístico entre poblaciones históricas, sino como una estimación operativa de las asociaciones registradas (confrontar Ziegler, 1974; Geczy, 1974; Elmi, 1971; Mattei, 1966). Para elucidar los procesos implicados en los cambios de composición taxonómica, hemos tenido en cuenta las tendencias de algunas propieda-

de plataforma externa, moderadamente estables (confrontar Ziegler, 1981, pág. 454). El predominio de individuos jóvenes en las asociaciones registradas, si se admite que no tuvieron deriva necroplanctónica generalizada (al menos los grupos característicos), puede ser el resultado de la estructura poblacional, de una alta tasa de mortalidad juvenil o de selección por deriva necroplanctónica de los individuos grandes; de estas tres hipótesis, la primera es la más plausible, aunque las otras no puedan ser descartadas. En numerosos yacimientos europeos se conoce la asociación de microconchas,

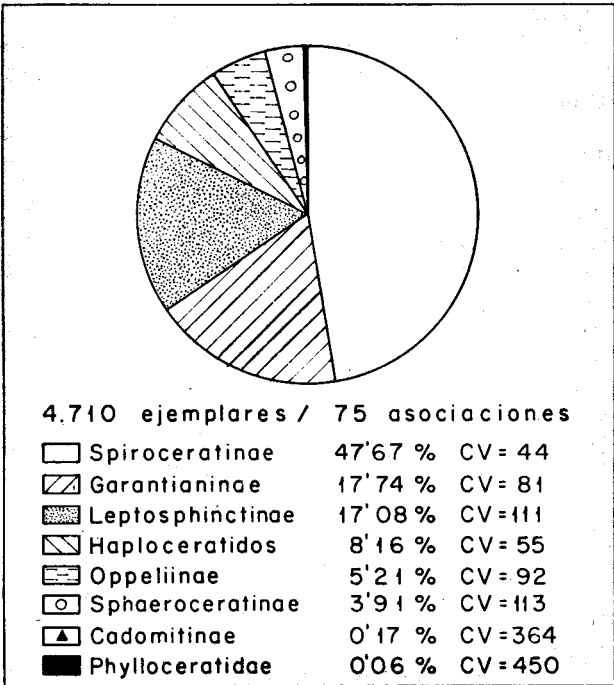


Fig. 7.—Composición taxonómica de la biozona Garantiana (CV=coeficiente de variación expresado en %).

des nominales de las secuencias fosilíferas (cfr. Sequeiros, 1982, pág. 275) y de las secuencias litológicas; ahora bien, conviene señalar que las diferentes clases de tendencias, bióticas o abióticas, han sido independientemente interpretadas antes de ser contrastadas entre sí.

En la biozona Garantiana (figs. 7 y 8), el grupo taxonómico dominante, aunque de frecuencia variable, es Spiroceratinae. Garantianinae y Leptosphinctinae también son característicos, pero de frecuencias muy variables. Como grupos acompañantes se encuentran: Haplocerátidos (frecuencia variable), Oppeliinae y Sphaeroceratinae (frecuencias muy variables). Son escasos y fortuitos: Cadomitinae y Phylloceratinae. La presencia de Lytoceratidae no ha sido confirmada.

La coexistencia de los diferentes estadios ontogénicos en los grupos taxonómicos característicos y la alta diversidad, relativamente constante (fig. 5), de las asociaciones sucesivas, son evidencias de hábitats

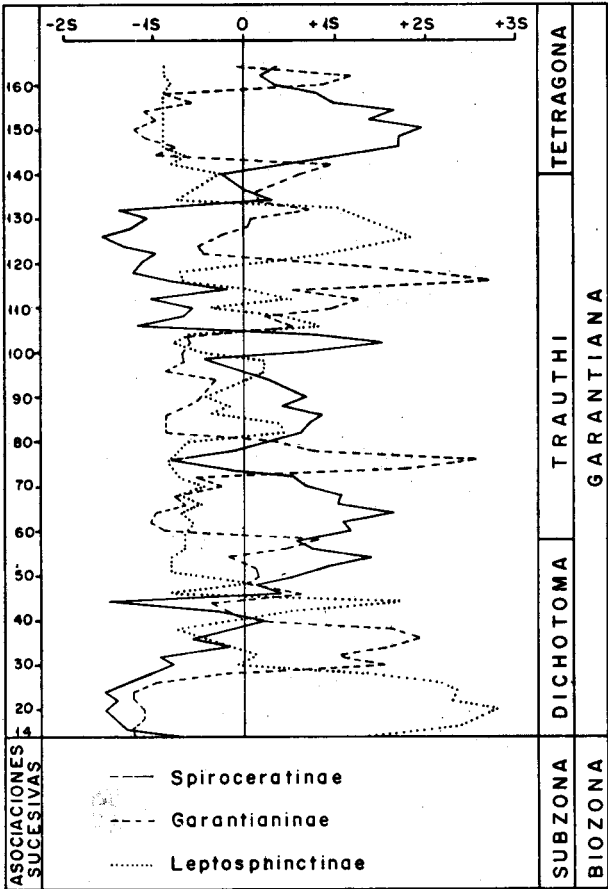


Fig. 8.—Esquema de variación de las sucesivas frecuencias, en unidades tipificadas, de los grupos taxonómicos característicos.

individuos jóvenes y/o heteromorfos junto con "Posidonias" (*Bositra* spp.) y, dicha asociación, ha sido interpretada como propia de biotopos con "praderas de algas" (cfr. Sturani, 1967; Dietl, 1978, pág. 70; Kauffman, 1981); a este respecto, en el caso que nos ocupa, hay que destacar la frecuencia de *Dicladacea*s y la abundancia de *Bositra*. Es relevante para la última hipótesis, según la cual los individuos más grandes habrían sido derivados a otras áreas, que los escasos restos esqueléticos pertenecientes a indi-

Dase

viduos de tamaño superior a 10 centímetros casi siempre están representados por fragmentos de cámaras de habitación o conchas fragmentadas; además, dicha hipótesis es compatible con las estimaciones de Chamberlain *et al.* (1981, pág. 508) sobre la tasa de inundación y la capacidad de ascenso post-mortem de los ammonites: "species with shell diameters in the range of 1-5 cm should give excellent paleobiogeographic results. Larger shells, especially above about 15 cm., exhibit a much increased propensity for post-mortem drift". No obstante, la selección por deriva debió ser mínima, a juzgar por la congruencia entre las distribuciones de tamaño de las conchas y de los aptíchus conservados.

Por otra parte, varios autores han dado pruebas de que los Spiroceratinae debieron tener preferencia por los hábitats de aguas tranquilas (cfr. Dietl *et al.*, 1978), y también se ha sugerido, con otros elementos de juicio, que los Cadomitinae debieron preferir las aguas agitadas (cfr. Bayer, 1970, pág. 34). Estas dos hipótesis concuerdan con la composición taxonómica obtenida (fig. 7) y las condiciones de depósito interpretadas para esta región.

Los elementos fósiles rara vez presentan señales de traumatismos, a excepción de aquellos que corresponden a Cadomitinae: el 59 % (de 34 ejemplares incompletos) tienen, en la región externa, lesiones regeneradas que pertenecen a las formas verticata y abrupta; algunas cicatrices presentan evidencias de rotura marginal y atrofia puntual del epitelio peristomal; en un par de ejemplares se observan varias cicatrices sucesivas. Dichas lesiones debieron ser intencionadamente producidas, por agresión inter- o intrataxonómica (cfr. Hölder, 1970, pág. 183). Una alta frecuencia de lesiones regeneradas, especialmente de la forma verticata, también ha sido encontrada entre los Stephanocerataceae de otras regiones europeas, y se ha interpretado como debida a la acción de agentes traumáticos físicos, no biológicos (confrontar Bayer, 1970, pág. 30). En nuestro caso, tan alto porcentaje difícilmente puede ser explicado por choques contra objetos duros, de los individuos de un solo taxón (macroconchas, microconchas, jóvenes y adultos), escaso y fortuito, que tiene preferencia por los hábitats de aguas agitadas, incluso en el caso no probado de que los representantes de este grupo tuvieran una capacidad de natación mínima respecto al resto de los taxones de la biocronozona. Tampoco se puede defender, a juzgar por los datos disponibles en la actualidad, la posibilidad de que se trate de elementos ocasionalmente derivados desde otras áreas con hábitats inestables: los Cadomitinae son más frecuentes en la Cordillera Ibérica que en esta región, pero menos que en las Cordilleras Béticas (cfr. Sandoval, 1979, pág. 99), y presentan menor porcentaje de traumatismos (el valor máximo obtenido hasta ahora no sobrepasa el 20 % de los individuos). Todos estos datos parecen indicar, aun-

que no se han podido identificar señales típicas de "mordeduras", que la depredación (además del régimen hidráulico) ha actuado como factor limitante de la distribución de los Cadomitinae.

Entre los Haplocerátidos, los Lissoceratidae predominan sobre los Strigoceratidae y, junto con los Oppeliinae, son indicadores de la influencia de las faunas oceánicas en las asociaciones localmente producidas (cfr. Ziegler, 1981; Galacz, 1980; Elmi, 1971). Hemos observado que los ejemplares de *Lissoceras* tienen "revestimientos piríticos incipientes" preferentemente localizados en el penúltimo cuarto de la espira del fragmocono, incluso en aquellos casos en que el último cuarto de la espira del fragmocono no está rellenado de sedimento (lám. 1, figs. 3 y 4); esta parte de las conchas, favorable para el desarrollo de bacterias sulforeductoras y relacionada con la localización de productos resultantes de la degradación-descomposición de la materia orgánica, coincide, en este taxón, con la parte superior del volumen interno en la posición de flotación y, en este sentido, interpretamos dicha localización como un indicio de que las conchas han estado sometidas a necrocinesis (por flotación post-mortem ascendente/descendente y/o deriva necroplancónica).

Los grupos taxonómicos característicos (Spiroceratinae, Garantianinae y Leptosphinctinae), aunque presentan frecuencias variables, casi siempre están representados en las sucesivas asociaciones obtenidas (fig. 6). Y hemos comprobado, con muestras locales de mayor tamaño cuyas variaciones en la composición taxonómica son irrelevantes, que siempre lo están en las correspondientes asociaciones registradas.

A escala subzonal (figs. 8 y 9), los Leptosphinctinae son cada vez más escasos y variables; los Garantianinae son más frecuentes y menos variables que los Leptosphinctinae en las subzonas Trauthi y Tetragona; los Spiroceratinae tienden a ser más frecuentes y constantes. Estos cambios en la composición taxonómica subzonal han sido confirmados en los diferentes afloramientos y, al igual que la distribución bioestratigráfica expuesta en el apartado de biozonación, pueden ser interpretados como acontecimientos de alcance regional, que coinciden con los cambios sedimentológicos y tafonómicos resultantes de las condiciones de sedimentación progresivamente más restringidas. Ambos grupos de observaciones, bióticas y abióticas, corroboran que los Spiroceratinae y los Garantianinae tuvieron preferencia por los hábitats de aguas tranquilas, mientras que los Leptosphinctinae debieron preferir los hábitats más abiertos y agitados. Por el contrario, las variaciones en la composición taxonómica de las sucesivas asociaciones obtenidas no han sido reconocidas en ninguna otra localidad y deben ser consideradas, por el momento, como evidencias de sucesivas tanatocenosis locales.

En la subzona Tetragona, los Leptosphinctinae son

muy escasos y fortuitos. Los Spiroceratinae predominan ampliamente sobre los Garantianinae en la base de la subzona y prácticamente es el único grupo taxonómico de la biozona Garantiana que está representado en los niveles superiores menos fosilíferos. Los Spiroceratinae tuvieron un modo de vida bentónico (Dietl, 1978), y debieron ser más sedentarios que

jóvenes; esto es, probablemente tuvieron una de las mayores tasas de mortalidad juvenil. Ambas propiedades, euritopía y alta mortalidad juvenil, son características de los taxones oportunistas. Parsons (1979) sugiere que las especies pertenecientes a los Esferocerátidos serían especies oportunistas que respondieron a los ambientes efímeros, tales como "prade-

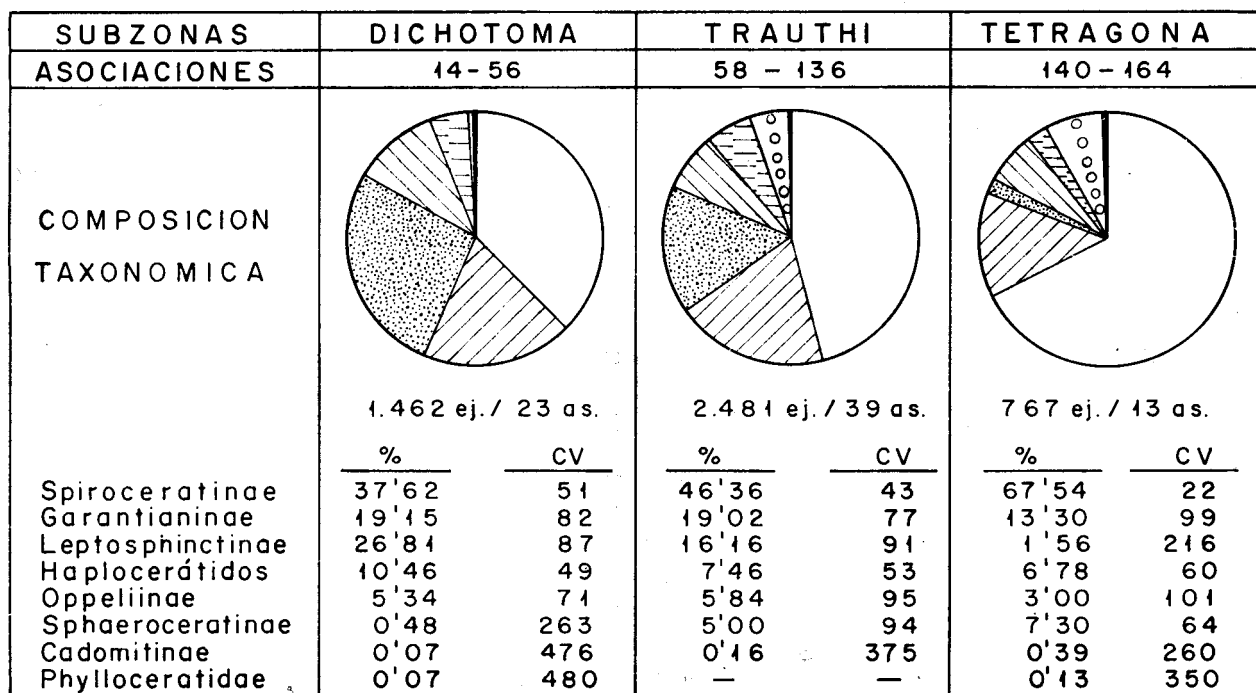


Fig. 9.—Composición taxonómica subzonal (los signos y símbolos utilizados están explicados en la figura 7).

los Garantianinae, lo cual pudo ser una ventaja conservativa que favorecería la producción y la acumulación de conchas; pero, el constante predominio registrado por los Spiroceratinae, incluso en los niveles superiores menos fosilíferos, cuando la densidad de población de los ammonites era mínima y las ventajas selectivas de la escasez a efectos de conservación eran máximas, es evidencia de que fueron, durante la biocronozona Garantiana, los últimos ammonites que habitaron esta región y los menos estenotópicos. Según Lehmann (1981, pág. 180), algunos ammonites desarrollaron la habilidad para sobrevivir con relativamente poco oxígeno, quizás porque no eran muy móviles; el caso de los Spiroceratinae de la biocronozona Garantiana en la región de Tivenys-Cardó es un ejemplo.

La interpretación del incremento, a escala subzonal (fig. 9), en la frecuencia de los Sphaeroceratinae es problemática. Después de Spiroceratinae, son el grupo que presenta mayor porcentaje de individuos

ras de algas", con una típica estrategia-r. Sequeiros (1982, pág. 278), en cambio, teniendo en cuenta los resultados del análisis cuantitativo realizado en Belchite, considera que tal hipótesis no parece cumplirse con exactitud y que las condiciones de fosilización podrían haber favorecido en niveles más margosos la conservación de las formas pequeñas y esferoidales frente a las grandes y aplanadas. Dejando a un lado la posibilidad de deriva, lógicamente, la resedimentación será mucho más intensa para los elementos de menor estabilidad mecánica (capacidad para acumularse y permanecer en la posición de máximo equilibrio) y, en especial, para los elementos de menor tamaño, ya que el volumen (y el peso, en relación directa con él) se correlaciona con el cubo de dicha dimensión, mientras que el área superficial (de apoyo sobre el substrato o de resistencia a las corrientes hidráulicas) solamente con el cuadrado (cfr. Futterer, 1978); en consecuencia, la resedimentación, aunque no implica transporte, puede actuar como

mecanismo regulador de las entidades registradas y dificultar el enterramiento de las conchas esferoidales y pequeñas, al aumentar la energía mecánica del ambiente de depósito. Como corolario de esta hipótesis, si las entidades producidas en condiciones de baja energía hidráulica, por ejemplo en los "biotopos de praderas de algas", han estado sometidas gradualmente a tales procesos de fosilización direccional, presentarán variaciones progresivas en el grado de resedimentación y/o en el tamaño de los elementos. En el caso que nos ocupa, cuanto más restringidas son las condiciones, no hemos observado variaciones de este tipo ligadas al incremento en la concentración de los Esferocerátidos y, por lo tanto, no puede ser explicado con tal hipótesis. La otra posibilidad sugerida, según la cual se trataría de "estrategas-r", sólo es débilmente contrastable con los datos disponibles.

En conclusión, aunque la depredación y la competencia ecológica pudieron limitar la distribución de algunos taxones durante la biocronozona Garantiana, en esta región, la composición taxonómica subzonal estuvo predominantemente controlada por factores abióticos, y las condiciones de "stress" físico-químico sobrepasaron la media adaptativa de los Ammonites durante la subzona Tetragona.

El género *Trimarginia* fue establecido por Arkell, basándose en el material procedente del Bajociense superior de Gebel Maghara (Sinaí) (Arkell *in* Arkell *et al.*, 1952, pág. 308; Douville, 1916, pág. 16; Parnes, 1981, pág. 13, cuad. 4). En Europa occidental se han reconocido representantes bathonienses del género en Sicilia (Wendt, 1963, pág. 123) y se han mencionado entre la fauna de la "oolita ferruginosa" de Bayeux (Riout, 1964). Recientemente, se ha citado la presencia del género en la parte superior de la biozona Niortense y en la base de la biozona Garantiana, en la Cordillera Ibérica (Hinkelbein, 1975, pág. 153; Fernández-López y Gómez, 1978, pág. 16; Fernández-López, 1980, pág. 421). ~~1978, pág. 16; Fernández-López, 1980, pág. 21).~~ Sauzeanum en las Cordilleras Béticas (Sandoval, 1979, pág. 92). En resumen, aunque los conocimientos sobre este grupo taxonómico todavía son muy escasos, con los datos disponibles y las observaciones expuestas en el apartado de biozonación, se puede admitir que no se trata de formas arábicas endémicas, al menos desde el final de la zona Niortense.

El escaso número de "leiostroca" (Filocerátidos y Litocerátidos) no permite discernir si se trata de conchas desplazadas por necrocinesis o de individuos jóvenes que murieron aquí; en cualquier caso, la influencia oceánica (mesogea), propia de este grupo, tuvo que ser mínima durante la biocronozona Garantiana y, desde el punto de vista paleobiogeográfico, esta región debe ser situada en la subprovincia submediterránea.

Conclusiones

Las secuencias fosilíferas de la biozona Garantiana en la región de Tivenys-Cardó permiten reconocer las subzonas Dichotoma, Trauthi y Tetragona. Los Garantianinae son uno de los grupos taxonómicos más frecuentes y menos variables a escala subzonal.

Los ammonites suelen presentar, como consecuencia de modificaciones durante la diagénesis temprana, un patrón de conservación que denominamos "mol-des internos desproporcionadamente distorsionados".

Las características del sedimento, el contenido fósil y su estado de conservación indican que la sedimentación se produjo en ambientes de plataforma externa, poco profunda, de aguas turbias, con régimen hidráulico de baja energía y sometidas a corrientes esporádicas débiles, y con biotopos de praderas de algas.

Las características de las sucesivas asociaciones de ammonites obtenidas en las subzonas Dichotoma, Trauthi y Tetragona (base) son evidencias de hábitats de plataforma externa moderadamente estables.

La exclusión de deriva necroplancónica y de transporte prolongado para los grupos taxonómicos característicos (Spiroceratinae, Garantianinae y Leptosphinctinae), además de la breve exposición concomitante, confirman la proximidad espacio-temporal entre su lugar de vida y su lugar de enterramiento.

Los Spiroceratinae, al menos durante la juventud, y los Garantianinae prefirieron los hábitats de aguas tranquilas. Los Leptosphinctinae mostraron preferencia por ambientes más abiertos y agitados. La depredación, además del régimen hidráulico, debió actuar como factor limitante de la distribución de los Camomitinae.

En la subzona Tetragona hay cambios sedimentológicos, tafonómicos y paleoecológicos que indican unas condiciones ambientales cada vez más restringidas e inadecuadas para la vida de los ammonites. El constante predominio de los Spiroceratinae ante estas condiciones es evidencia de su menor estenotopía.

Aunque la depredación y la competencia ecológica pudieron limitar la distribución de algunos taxones durante la biocronozona Garantiana, la composición taxonómica subzonal estuvo predominantemente controlada por factores abióticos, y las condiciones de "stress" físico-químico sobrepasaron la media adaptativa de los Ammonites durante la subzona Tetragona.

Los representantes del género *Trimarginia* no son formas arábicas endémicas, al menos, desde el final de la biocronozona Niortense.

Desde el punto de vista paleobiogeográfico, esta región debe ser situada en la subprovincia submediterránea.

→ También se han encontrado representantes de la subzona

Agradecimientos

Agradezco a Mr. l'Abbé René Mouterde (Fac. Cat. Lyon) su valiosa colaboración durante el trabajo de campo y las obras microfilmadas que me ha facilitado.

Bibliografía

- AIGNER, TH.
1980. Biofabrics and stratinomy of the Lower Kimmeridge Clay (U. Jurassic, Dorset, England). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 159, 3, 324-338.
- ARKELL, W. J.; BRAMKAMP, R. A. y STEINEKE, M.
1952. Jurassic Ammonites from Jebel Tuwaiq, Central Arabia. *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B)*, Biol. Sc., núm. 633, 236, 241-313.
- BASSOULLET, J. P.; BERNIER, P.; CONRAD, M. A.; DELOFFRE, R. y JAFFREZO, M.
1979. Les algues dasycladales. Jurassique et Cretacé. *Geobios*, spec. mém., 400 págs.
- BATALLER, J. R.
1922. El Jurásico de la provincia de Tarragona. *Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. (Geol.)*, 29, 5-113.
1947. Notas estratigráficas sobre Cardó. *Anales Esc. Peritos Agríc. su. Agricultura*, 6 (1946-47).
- BAYER, U.
1970. Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 135, 19-41.
- BENTZ, A.
1925. Die Garantianenschichten von Norddeutschland mit besonderer Berücksichtigung des Brauneisenoolithorizontes von Harzburg. *Jb. preuss. geol. Landesanst.*, 45, 119-193.
1928. Über Stenoceras und Garantianen insbesondere aus dem Mittleren Dogger von Bielefeld. *Jb. preuss. geol. Landesanst.*, 49, 138-206.
- BULARD, P. F.
1972. Le Jurassique moyen et supérieur de la Chaîne Ibérique, sur la bordure du bassin de l'Ebre. *Thèse Sc.*, (núm. C. N. R. S.: A. O. 7.095), 353 páginas.
- CHAMBERLAIN, J. A.; WARD, P. D. y WEAVER, J. S.
1981. Post-mortem ascent of *Nautilus* shells: implications for cephalopod paleobiogeography. *Paleobiology*, 7, 495-509.
- DIETL, G.
1974. Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Dogger, insbesondere des Oberbajocium des westlichen Keltiberischen Ketten (Spanien). *Stuttgarter Beitr. Naturk. (B)*, 14, 1-21.
1978. Die heteromorphen Ammoniten des Dogger (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, Ökologie). *Stuttgarter Beitr. Naturk. (B)*, 33, 97 págs.
1980. Die Ammoniten-Gattung *Leptosphinctes* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura). *Stuttgarter Beitr. Naturk. (B)*, 66, 49 págs.
1981. Zur systematischen Stellung von *Ammonites subfurcatus* ZIETEN und deren Bedeutung für die subfurcatum-zone (Bajocium, Mittl. Jura). *Stuttgarter Beitr. Naturk. (B)*, 81, 11 págs.
- DIETL, G.; IMMEL, H. y WIEDMANN, J.
1978. Vergleichende Untersuchungen an heteromorphen Ammoniten. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 157, 218-225.
- DONOVAN, D. T.; CALLOMON, J. H. y HOWARTH, M. K.
1981. Classification of the Jurassic Ammonitina. In: *The Ammonoidea*. H. R. House & J. R. Senior (Eds.). The Systematics Ass., Spec., 18, 101-155.
- DOUVILLE, H.
1916. Les terrains secondaires dans le Massif du Moghara à l'est de l'Isthme de Suez. *Mém. Acad. Sc. Inst. France*, 54, 1-184.
- DOUVILLE, R.
1915. Etudes sur les Cosmocératidés des collections de l'Ecole National Supérieur des Mines et de quelques autres collections publiques ou privées. *Mém. Expl. Carte Geol. France*, 75 págs.
- ELMI, S.
1971. Les influences mésogéennes dans le Jurassique moyen du Sud-Est de la France. Comparaison avec l'ouest Algérien. *Coll. Jurassique Méditerran.*, Budapest (1969). *Ann. Inst. Publ. Hung.*, 54, 471-418.
- ENAY, R.
1980. Paléobiogéographie et Ammonites jurassiques: "rythmes fauniques" et variations du niveau marin; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. *Mém. h. sér. Soc. géol. de France*, 10, 261-281.
- FALLOT, P. y BLANCHET, F.
1923. Observations sur la faune des terrains Jurassiques de la région de Cardó et de Tortosa (province de Tarragonne). *Treballs Inst. Catalana Hist. Nat.*, 6, 11 (1921-22), 73-264.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.
1980. Estudio bioestratigráfico (*Ammonoidea*) de materiales aalenenses en Ribarroja (Valencia). *Estudios geol.*, 35, 415-423.
1982. La evolución tafonómica (un planteamiento neodarwinista). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, (en prensa).
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.; MELÉNDEZ-HEVIA, G. y SUÁREZ-VEGA, L. C.
1978. El Dogger y Malm en Moscardón (Teruel). *Grupo Español Mesozoico*, Jurásico Cordillera Ibérica, 6, 20 págs.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. y GÓMEZ, J. J.
1978. El Jurásico en la región Chelva-Domeño (Valencia). *Grupo Español Mesozoico*, Jurásico Cordillera Ibérica, 7, 23 págs.
- FUTTERER, E.
1978. Untersuchungen über die Sink- und Transportgeschwindigkeit biogener Hartteile. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 155, 318-359.
- GABILLY, J.; CONTINI, D.; MOUTERDE, R. y RIOULT, M.
1971. Bajocien. *C. R. somm. Soc. géol. France*, fasc. 2, 85-88.
- GALACZ, A.
1980. Bajocian and Bathonian Ammonites of Gyenespuszta (Bakony Mts., Hungary). *Geologica Hungarica (Paleont.)*, 39, 227 págs.
- GECZY, B.
1974. Biozones et chronozones dans le Jurassique de Csernye. II *Coll. Jurassique*. Luxembourg (1967). *Mém. B. R. G. M.*, 75, 411-422.

- GOLDRING, R. y KAZMIERCZAK, J.
1974. Ecological succession in intraformational hard-ground formation. *Palaeontology*, 17, 949-962.
- HINKELBEIN, K.
1975. Beiträge zur stratigraphie und Paläontologie des Jura von Ostspanien. VIII. Stratigraphie und Fazies im Mitteljura des zentralen Iberischen Ketten. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 148, 139-184.
- HÖLDER, H.
1970. Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten, und deren Ursachen. *Paläont. Z.*, 44, 182-195.
- HUDSON, J. D. y PALFRAMAN, D. F. B.
1969. The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buskinghamshire. *Quart. J. geol. Soc. London*, 124, 387-418.
- KAUFFMAN, E. G.
1981. Ecological Reappraisal of the German Posidonienschiefer (Toarcian) and the Stagnant Basin Model. In: *Communities of the past* (J. Gray, A. J. Boucot y W. B. N. Berry), 311-381 (Hutchinson Ross), Stroudsburg, Pennsylvania.
- KOPIK, J.
1974. Genus *Cadomites* MUNIER-CHALMAS, 1892 (Ammonitina) in the Upper Bajocian and Bathonian of the Cracow-Wielun Jurassic Range and the Góry Swietokrzyskie Mountains (Southern Poland). *Inst. Geol., Biul.*, 276, 7-53.
- LEHMANN, U.
1981. *The ammonites. Their life and their world*, 246 páginas, Cambridge Univ. Press (Cambridge).
- LINARES, A. y SANDOVAL, J.
1979. Contribución al estudio del Bajocense de la Sierra del Ricote (Murcia). *Cuad. Geología*, 8, 275-308.
- MATTEI, J.
1966. Méthode de corrélation biostratigraphique d'après les analyses d'associations de faunes d'Invertébrés du Lias moyen et supérieur des Causses (Massif Central français). *Eclogae geol. Helv.*, 59, 916-925.
- MOUTERDE, R.; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S.; GOY, A.; LINARES, A.; RIVAS, P.; RUGET, CH. y SUÁREZ-VEGA, L. C.
1978. El Jurásico en la región de Obón (Teruel). *Grupo Español Mesozoico*, Jurásico Cordillera Ibérica, 2, 13 págs.
- MOUTERDE, R.; ROCHA, R. B.; RUGET, CH. y TINTANT, H.
1979. Faciès, biostratigraphie et paleogéographie du Jurassique portugais. *Ciências da Terra (UNL)*, 5, 29-52.
- NEUGEBAUER, J. y HUDSON, J. D.
1978. Neuere Untersuchungen zur Ammonitenerhaltung. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 157, 188-193.
- PARNES, A.
1981. Biostratigraphy of the Mahmal Formation (Middle and Upper Bajocian) in Makhtesh Ramon (Negev, Southern Israel). *Geol. Surv. Israel Bull.*, 74, 1-55.
- PARSONS, C. F.
1976. A stratigraphic revision of the *humphriesianum/subfurcatum* Zone rocks (Bajocian Stage, Middle Jurassic of Southern England. *Newsl. Stratigr.*, 5, 114-142.
1980. Adaptative strategies in middle Jurassic ammonites. *Symp. Ammonoidea*. York. *Cephalopod Newsletter*, 4, 13.
- PAVIA, G.
1973. Ammoniti dei Baiociano superiore di Digne (Francia SE, dip. Basses-Alpes). *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, 10, 75-142.
- RIOULT, M.
1964. Le stratotype du Bajocien. *I Coll. Jurassique*. Luxembourg (1962). *C. R. Mém. Inst. Gr. Duc.*, Sect. Sci. Nat. Phys. Math., 239-258.
- ROMAN, F. y PETOURAUD, CH.
1927. Etude sur la faune du Bajocien supérieur du Mont d'Or lyonnais (Ciret). *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 9, 55 págs.
- SANDOVAL, J.
1979. El Jurásico en las Zonas Externas de las Cordilleras Béticas. III. 6. Zona Subbética. El Bajocense. *II Coloq. Estrat. Paleogeogr. Jurásico España*, 85-101.
- SEILACHER, A.; ANDALIB, F.; DIETL, G. y GOCHT, H.
1976. Preservational history of compressed Jurassic ammonites from Southern Germany. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 152, 307-356.
- SEQUEIROS, L.
1982. Modelos cuantitativos en Bioestratigrafía: aplicación al Dogger de Belchite (Zaragoza). *Estudios geol.*, 36, 275-279.
- STURANI, C.
1967. Réflexions sur les faciès lumachelliques du Dogger Mésogéen (Lumachelle à "*Posidonia alpina*" auctt.). *Boll. Soc. Geol. Italiana*, 86, 445-467.
- STURANI, C.
1971. Ammonites and stratigraphy of the "*Posidonia alpina*" beds of the Venetian Alps (Middle Jurassic, mainly Bajocian). *Mém. Ist. Geol. Min. Univ. Padova*, 28, 190 págs.
- VILLE, A.
1963. Etude quantitative sur quelques *Garantiana* de Bourgogne et des régions voisines. *D. E. S.*, Fac. Sci. Dijon, 63 págs.
- WENDT, J.
1964. Stratigraphisch - paläontologische Untersuchungen im Dogger Westsiziliens. *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, 2, 57-145.
- WESTERMANN, G. E. G.
1967. Jurassique moyen (Alpes exclues) d'Allemagne. *Lexique Stratigr. Internat*, vol. I, Europa, fasc. 5f2, 197 págs.
1975. Bajocian ammonoid fauna of Tethyan affinities from the Kambe Limestone Series of Kenya and implication to plate tectonics. *Newsl. Stratigr.*, 4, 23-48.
1981. Ammonite biochronology and biogeography of the circum-Pacific Middle Jurassic. In: *The Ammonoidea* (H. R. House y J. R. Senior, Eds.). The Systematics Ass., Spec., 18, 459-498.

- WESTERMANN, G. E. G. y RICCARDI, A. C.
1976. Middle Jurassic Ammonite Distribution and the Affinities of the Andean Faunas. *I Congr. Geol. Chileno*, 1, C23-C29.
- WETZEL, W.
1954. Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung. *Geol. Jahrb.*, 68, 547-586.
- WRAY, J. L.
1977. Calcareous Algae. *Developments Paleont. Stratigr.*, 4, 185 págs.
- ZIEGLER, B.
1974. Grenzen der Biostratigraphie im Jura und Gedanken zur stratigraphischen Methodik. *II Coll. Jurassique*. Luxembourg (1967). *Mém. B. R. G. M.*, 75, 35-67.
1981. Ammonoid biostratigraphy and provincialism: Jurassic-Ols World. In: *The Ammonoidea* (H. R. House y J. R. Senior, Eds.). The systematics Ass., Spec., 18, 433-457, Academic Press, London.

Recibido el 5 de noviembre de 1981.

Aceptado el 11 de noviembre de 1982.

LAMINA 1

Fig. 1.—*Hlawiceras* sp. cf. *H. subgaranti* (WETZEL).

Ejemplar completo. Tivenys, km. 16,5 (3Ty142/1). Zona Garantiana (subzona Te-tragona). $\times 1$.

A) Superficie inferior, en el sentido de la estratificación, del molde interno.

B) Superficie superior del molde externo.

C) Superficie inferior del molde externo.

D) Superficie superior del molde interno.

Molde deformado plásticamente, por compactación diagenética, después de la disolución de la concha y de la concreción parcial (en la parte anterior y en la inferior, en el sentido de la estratificación, de la cámara de habitación) del relleno micrítico. En las vueltas internas ha habido desarticulación discontinua del sifón.

Fig. 2.—*Lissoceras* sp.

Ejemplar completo. Tivenys, km. 16,5 (3Ty133/1). Zona Garantiana (subzona Trauthi). Vista lateral izquierda. $\times 1$.

Se puede observar la fractura telescópica, que marca el límite entre la cámara de habitación y el fragmacono, en continuidad con las fracturas longitudinales (umbilical, lateral y ventrolateral); además, hay otras fracturas radiales y menores. En el extremo posterior de la cámara de habitación la silueta espiral es irregular.

Molde interno deformado por fracturación de la cámara de habitación con anterioridad a la fracturación del fragmocono y a la deformación plástica, por compactación diagenética.

Fig. 3.—*Lissoceras* sp.

Ejemplar completo. Tivenys, km. 16,5 (3Ty16/1). Zona Garantiana (subzona Dichotoma). Vista lateral izquierda. $\times 2$.

En el molde interno se observa la fractura telescópica atenuada y en conexión con una fractura ventrolateral incipientemente impresionada; también presenta estructuras de bioturbación, deformadas plásticamente, que atraviesan el límite relleno micrítico/matriz. El último cuarto de vuelta del fragmacono está relleno de sedimento, conserva las suturas y tiene fractura ventrolateral fuertemente impresionada; el penúltimo presenta irregularidades (restos de tabiques, con revestimientos piríticos, en posición caótica) y óxidos de hierro. El resto del fragmocono no tiene ni suturas ni fracturas.

Antes de la concreción del relleno y de la compactación diagenética, los organismos bioturbadores superficiales pudieron atravesar el límite relleno/matriz tras la disolución de la concha. Cuando se produjo la compactación, el proceso de disolución de la concha estaba muy avanzado en la porción rellena y finalizado en el resto del fragmocono.

Fig. 4.—*Lissoceras* sp.

Ejemplar incompleto. Tivenys, km. 16,5 (3Ty6/1). Zona Niortense. Vista lateral izquierda. $\times 2$.

El relleno micrítico está restringido a la cámara de habitación y presenta fractura ventrolateral. En la última media vuelta del fragmocono se observan irregularidades y óxidos de hierro que forman una pátina ferruginosa; en el resto del fragmocono no hay ni suturas ni fracturas. El sifón fosfático está desarticulado, de modo discontinuo.

Fig. 5.—*Cadomoceras nepos* PARONA.

Ejemplar completo, con apófisis laterales espatuladas. Tivenys, km. 16,5 (3Ty60/1). Zona Garantiana (subzona Trauthi). Vista lateral izquierda. $\times 2$.

Sólo la cámara de habitación ha sido rellena y presenta fracturas longitudinales, radiales y menores; también, tiene silueta espiral ligeramente irregular en la mitad posterior. En la mitad anterior, hay estructuras de bioturbación paralelas a la superficie externa del molde y anteriores a la deformación discontinua. Varias microfracturas, por deformación tectónica, sobrepasan los límites del fósil.

Fig. 6.—*Trimarginia* sp.

Fragmacono incompleto. Cuestas de Soms (2SS/5). Zona Garantiana (subzona Dichotoma). 6 A) Vista ventral. 6 B) Vista lateral derecha. $\times 1$.

Molde piritoso. D = 32,4 mm. H = 16,6 mm. (51,2). E = 7,4 mm. (22,8). O = 4,9 (15,2).

Fig. 7.—*Spiroceras* sp. cf. *S. annulatum* (DESHAYES).

Extremo anterior de la cámara de habitación, con peristoma sinuoso. Tivenys, kilómetro 16,5 (3Ty31/1). Zona Garantiana (subzona Dichotoma). Vista lateral derecha. $\times 2$.

Fig. 8.—*Strenoceras?* sp.

Cámara de habitación completa, con apófisis laterales. Tivenys, km. 16,5 (3Ty8/1). Zona Niortense. Vista lateral izquierda. $\times 2$.

Al romper el principio de la cámara de habitación hemos observado que contiene restos de vueltas internas.

Fig. 9.—*Spiroceras orbignyi* (BAUGIER & SAUZE).

Cámara de habitación completa, con peristoma simple. Tivenys, km. 16,5 (3Ty94/1). Zona Garantiana (subzona Trauthi). Vista lateral derecha. $\times 1$.

